La comunicación química en las abejas: el lenguaje de las feromonas

Francisco Padilla Alvarez (padilla@uco.es) y José M. Flores Serrano.
Universidad de Córdoba, Departamento de Zoología, Campus Universitario de Rabanales, 14071 Córdoba

Introducción.

Todos los seres vivos necesitan recibir información del medio en el que viven. Para obtenerla utilizan diferentes sentidos o sistemas sensoriales.

Los sistemas sensoriales son necesarios, entre otras funciones, para buscar alimento, para evitar el ataque o huir de los depredadores y para buscar un compañero(a) con el que poder reproducirse. Los sentidos con los que contamos los humanos son: vista, oído, olfato, gusto y tacto.

La información que se recibe del medio gracias a los sistemas sensoriales es analizada por el centro coordinador del sistema nervioso (cerebro) y en la mayoría de los casos el animal reacciona al estímulo produciendo una determinada respuesta.

Los animales de costumbres solitarias reciben estímulos del medio en el que viven y elaboran diferentes respuestas teniendo en cuenta sus propias necesidades. Pero los animales sociales necesitan no sólo recibir información del medio que los rodea, para ellos es imprescindible recibir dicha información y además precisan poder comunicarse con sus compañeros de grupo. Esta comunicación entre los miembros de la colonia permite desarrollar respuestas grupales frente a un determinado estímulo.

Los comportamientos denominados sociales en muchos casos implican una modificación de los comportamientos individuales para adaptarlos a las necesidades de la colonia. Un ejemplo típico de adaptación del comportamiento individual a las necesidades del grupo, es la defensa comunal de la colonia por las obreras mediante el uso de sus aguijones.

Resumiendo, los animales sociales reciben diferentes estímulos (señales) del medio y de otros miembros de la colonia, y elaboran diferentes respuestas teniendo en cuenta la información procedente del medio y de sus propios compañeros.

Los insectos sociales viven inmersos en un complejo mundo químico en el que diferentes compuestos actúan como señales o pistas que determinan o modulan el comportamiento de los miembros de la colonia. Hay compuestos que son usados, por ejemplo, para localizar la entrada de la colonia, para defenderla de una agresión externa, para localizar fuentes de comida, o bien para encontrar una pareja con la que aparearse.

Los compuestos químicos que condicionan la fisiología o el comportamiento de un animal reciben la denominación de hormonas o de semioquímicos, dependiendo de su modo de acción.

Las hormonas son substancias secretadas por células especializadas localizadas en las glándulas endocrinas o de secreción interna. Son producidas por un determinado ser vivo y su efecto fisiológico se produce en el mismo ser. Un ejemplo típico es la testosterona, hormona presente en mamíferos, aves y reptiles, y que juega un papel fundamental en el desarrollo de los tejidos reproductores masculinos.

Los semioquímicos (el término procede del griego semion que significa marca o señal) son compuestos que intermedian entre dos seres vivos de la misma o de distinta especie. Si los dos animales son de la misma especie entonces hablamos de feromonas.

¿Cómo se comunican entre sí los miembros de una determinada colonia?, pues mediante el uso de diferentes lenguajes y comportamientos. En el caso de las abejas un ejemplo típico es el lenguaje de la danza, que utilizan las obreras para indicar a sus compañeras la localización de una fuente de alimento.

Nosotros usando un símil al lenguaje de la danza, hemos decidido denominar como lenguaje de las feromonas a las señales químicas que sintetiza un miembro de la colonia (larva, obrera, reina o zángano) y que tienen un efecto



sobre otros habitantes del grupo.

Feromonas.

Para que una señal química producida por un animal denominado emisor, pueda ser identificada por otro congénere que actúa como receptor, debe de ser muy diferente al resto de olores y/o sabores del entorno. Recordemos que el medio ambiente es rico en este tipo de señales olorosas o gustativas. Teniendo en cuenta esta condición, la mejor estrategia a seguir consiste en fabricar un compuesto, o mejor una mezcla de ellos, con un aroma propio que es improbable que pueda aparecer al azar en el entorno natural en el que se desenvuelve el receptor.

Las feromonas no suelen contener un solo componente químico, aunque existen casos de feromonas formadas por un único compuesto. Generalmente una determinada feromona consiste en una mezcla de diferentes ingredientes que se producen en unas glándulas denominadas exocrinas. Estas glándulas también reciben la denominación de glándulas de secreción externa debido a que secretan sus productos a la superficie corporal.

Las feromonas se pueden sintetizar a lo largo de toda la



vida adulta de un animal, o bien sólo durante un cierto periodo de tiempo o fase de su ciclo vital. Su emisión al exterior no suele ser continua y se realiza generalmente sólo bajo ciertas circunstancias fisiológicas y/o ambientales.

Los compuestos que conocemos y que actúan como feromonas los hemos agrupado en dos categorías:

1. Feromonas liberadoras.
2. Feromonas iniciadoras.

Las feromonas liberadoras estimulan en el animal receptor la ejecución de un comportamiento inmediato y reversible, en el mismo momento en el que son percibidas. Además el comportamiento desarrollado por el receptor está mediado por el sistema nervioso. Un ejemplo típico es la feromona de alarma asociada al sistema defensivo (aguijón) de las obreras, cuya liberación desencadena el ataque de otras obreras.

Las feromonas iniciadoras producen en el receptor un cambio más profundo y fundamental que altera su respuesta fisiológica. Estas feromonas actúan directamente sobre el sistema nervioso u otros sistemas orgánicos, además la respuesta no tiene por qué ser inmediata a la libera-

Estas feromonas iniciadoras son usadas principalmente por los insectos sociales para regular las interacciones entre los miembros de la colonia. Un ejemplo típico es la feromona mandibular de la reina que inhibe el desarrollo de los ovarios de las obreras de la colmena.

ción de la feromona. Estas feromonas iniciadoras son usadas principalmente por los insectos sociales para regular las interacciones entre los miembros de la colonia. Un ejemplo típico es la feromona mandibular de la reina que inhibe el desarrollo de los ovarios de las obreras de la colmena.

Feromonas liberadoras.

Recordemos que las feromonas liberadoras en el momento que entran en contacto con el receptor producen un efecto inmediato que generalmente podemos observar. Las que conocemos se han agrupado en seis categorías.

1.Feromonas sexuales. Son fabricadas por uno de los sexos y el efecto se produce en los miembros del sexo contrario. Realmente su función es advertir de la presencia de un animal que quiere aparearse. Existen dos tipos, de corto y de largo alcance. Las de largo alcance se denominan atrayentes sexuales y desencadenan en el receptor la búsqueda del emisor desde una cierta distancia. Las de corto alcance se denominan afrodisíacos y su radio de acción es bastante restringido. Estas feromonas se suelen emitir durante determinados periodos de tiempo y el emisor suspende su secreción cuando se ha apareado.

2.Feromonas de alarma. Son producidas por la mayoría de insectos sociales y su función es advertir a los demás congéneres de la existencia de un peligro. Su liberación provoca un rápido reclutamiento de individuos para hacer frente a la agresión. Las abejas cuentan con una feromona de alarma, el acetato de isopentilo, que desencadena en las obreras el comportamiento de aguijoneo. Estas feromonas suelen estar formadas por compuestos muy volátiles que se extienden con gran rapidez por toda la colonia.

3.Feromonas de agregación. Inducen la formación de un grupo de animales constituido por individuos de los dos sexos. Su modo de acción recuerda en parte al de las feromonas sexuales, ya que al actuar como una señal de llamada para formar un grupo puede incrementar la probabilidad de que dos insectos de diferente sexo se encuentren. Las abejas reina producen una feromona de este tipo en sus glándulas mandibulares, dicha feromona es responsable de la formación del séquito de obreras encargado de dispensarle diferentes cuidados.

4.Feromonas de rastro o pista. También son producidas por la mayoría de especies de insectos sociales, por ejemplo, las hormigas. Cuando una obrera de una determinada colonia localiza una fuente de alimento la marca mediante un rastro que va dejando en su camino de vuelta a la colonia. De esta forma otras obreras sólo tienen que seguir el rastro para localizar la fuente de comida. En el caso de insectos voladores se pueden usar estas feromonas, por ejemplo, para indicar donde se encuentra la entrada de la colonia. Específicamente las abejas obreras utilizan las secreciones de la glándula de Nasanoff (Nasonov) para indicar a las pecoreadoras que están volando el camino de regreso a casa. También las obreras que se encuentran en la entrada de la colmena utilizan una feromona producida en los tarsos como una pista odorífera que indica donde se encuentra la entrada. Estas feromonas suelen incluir compuestos relativamente volátiles, pero más persistentes que en el caso de las feromonas de alarma.

5.Feromonas demostrativas o de densidad poblacional. Se utilizan por los insectos para mantener una determinada densidad poblacional que permita explotar de forma adecuada un determinado recurso.

6.Feromonas de funeral. En las sociedades de hormigas cuando se produce la muerte de un animal se secretan feromonas que estimulan a otros miembros de la colonia a retirar el cadáver y llevarlo al exterior.

Feromonas iniciadoras.

Las feromonas iniciadoras suelen presentar ciertas dificultades a los investigadores que se deciden a estudiarlas. Una primera dificultad radica en que los compuestos que las forman se producen en

pequeñas cantidades, por lo que son difícilmente detectables. Otra importante dificultad consiste en que el efecto que producen no es inmediato, por lo que el mismo puede pasar desapercibido en los experimentos.

Las feromonas iniciadoras combinan en muchos casos un efecto que parece sutil en el tiempo, pero que está asociado a un profundo cambio metabólico o fisiológico del receptor. Además una complicación añadida a su estudio se halla en el hecho de que en algunos casos pueden modificar la respuesta del receptor frente a un estímulo futuro, más o menos lejano en el tiempo. Conocemos pocas feromonas que se puedan incluir en este grupo y por ese motivo no se han establecido categorías.

En las colonias de abejas las reinas producen en sus glándulas mandibulares una mezcla de compuestos que conocemos con el nombre de Feromona Mandibular de la Reina o Queen Mandibular Pheromone (QMP).

Anteriormente expusimos que esta feromona produce la inhibición del desarrollo de los ovarios de las obreras, pero además previene la cría de reinas y la enjambrazón, facilita el reconocimiento de la reina por los demás miembros de la colonia y mantiene una cohorte de obreras alrededor de la reina que se encarga de cubrir todas sus necesidades.

Cuando los niveles de esta feromona descienden en una colonia de abejas se desencadena el comportamiento de reemplazo de la reina. Las obreras comienzan a elongar celdillas que contengan larvas jóvenes y las alimentan con jalea real, que en estas circunstancias actúa también como una feromona iniciadora.



Feromonas producidas por las larvas.

Las larvas producen y secretan una feromona que consiste en la mezcla de 10 ésteres de ácidos grasos. No es una feromona volátil y su difusión se realiza por contacto directo entre las obreras que cuidan de las larvas.

Anteriormente se expuso que las feromonas de insectos suelen ser mezclas de diferentes compuestos, y sabemos por los experimentos realizados que no todos los compuestos que entran a formar parte de una feromona tienen el mismo efecto, normalmente unos son más activos que otros.

En el presente caso la composición de la feromona varía dependiendo de la casta y de la edad de la larva. Además la cantidad producida y liberada también depende de la edad. Probablemente las diferencias en producción y composición puedan ser detectadas por las obreras y estén relacionadas con las necesidades nutricionales y de cuidado de las larvas.

Sabemos que dos de los componentes de esta feromona al actuar sobre las obreras incrementan la actividad de las glándulas hipofaríngeas.

Cuatro ésteres que forman parte de esta feromona (linolenato de metilo, linoleato de metilo, oleato de metilo y pal-



mitato de metilo) son producidos de forma abundante por las larvas durante el proceso de sellado de la celdilla. El estearato de metilo, otro de los compuestos de esta feromona, incrementa el grado de aceptación de las celdillas reales, y el linoleato de metilo incrementa la cantidad de jalea real depositada por las nodrizas en las celdillas.

Recientemente se ha descubierto un compuesto volátil que forma parte de esta feromona de la cría y que actúa como una feromona iniciadora sobre las obreras: inhibe el desarrollo de los ovarios y acelera su maduración fisiológica. Se postula que también podría participar en el proceso fisiológico encargado de la transición de una abeja de edad media hacia una abeja pecoreadora.

Feromonas producidas por las obreras.

Conocemos varios compuestos que son fabricados por las obreras en diferentes regiones corporales y que actúan como feromonas.

La mejor conocida es la fabricada en la glándula de Nasanoff (Nasonov), localizada debajo del terguito del último segmento abdominal (VII segmento). Para liberar los compuestos que forman parte de esta feromona las



obreras elevan y dilatan el abdomen a la vez que baten las alas adoptando una posición de llamada. El canal de olor de la glándula es fácil de visualizar como una banda de color marrón que cruza el abdomen.

La feromona consiste en una mezcla de 7 compuestos volátiles, siendo el principal el geraniol, pero los de mayor actividad atractiva para las abejas son los ácidos (E) citral y geranial.

Las obreras liberan esta feromona en diferentes circunstancias. Es relativamente frecuente observar en la piquera de una colonia a varios animales batiendo sus alas con la cabeza dirigida hacia el interior de la colonia y el abdomen levantado y dirigido hacia el exterior.

La feromona ayuda a las pecoreadoras que regresan a la colonia a localizar la entrada a la misma, además ayuda a localizar la colmena a las obreras que están haciendo vuelos de orientación y en general a los animales que se han desorientado debido a algún disturbio sufrido por la colonia. En los días de fuerte



viento o con una meteorología adversa es corriente ver en la piquera obreras exponiendo al viento las secreciones de esta glándula.

En la enjambrazón la feromona de Nasanoff desempeña un papel fundamental en la formación del enjambre y en la orientación del mismo hacia la nueva colmena. En estas dos situaciones esta feromona actúa de forma conjunta con las fabricadas por la reina.

Cuando un enjambre sale de una colmena no está estructurado y las obreras suelen colocarse en varios puntos cercanos a la colonia original. Cuando sale la reina se une a uno de los puntos de congregación, y en ese momento las obreras se apiñan rápidamente a su alrededor y comienzan a emitir la feromona de la glándula de Nasanoff.

Se ha descrito también la liberación de esta feromona en los lugares de recolección de agua, probablemente la usan las obreras para indicar la posición del recurso a las pecoreadoras que están llegando. También hay autores que citan la posibilidad del uso de las secreciones de esta glándula para marcar las flores visitadas por las pecoreadoras.

Otra feromona que tiene funciones de orientación es la denominada feromona de la huella que se fabrica en unas glándulas localizadas en los tarsos de las abejas denominadas glándulas de Arnhart. Las obreras van depositando esta feromona en las superficies sobre las que caminan. Se utiliza para marcar la entrada de la colmena y tiene un efecto sinérgico con la feromona de Nasanoff ya que incrementa su poder de atracción.

La existencia de las glándulas de Arhart es una cuestión bastante controvertida, no así la existencia de la feromona de la huella. Se han extraído diferentes compuestos químicos del cuerpo de las obreras, especialmente del tórax, que son más atractivos que la feromona de la huella en sí. Probablemente y si no se confirma de forma definitiva la existencia de las glándulas de Arhart, esta feromona se fabrique en una zona corporal diferente a las patas, aunque sí está claro que es depositada por éstas.

El complejo defensivo o vulnerante incluye el aguijón y sus estructuras anexas así como la glándula de Koschevnikov y la de Dufour. Además de producir veneno fabrica una feromona de alarma y defensa de la colonia. En este complejo defensivo se han detectado más de 40 compuestos de los que al

menos 15 cuentan con un efecto de alarma. El principal componente que incita a otras obreras a picar es el acetato de isoamilo (también denominado isopentil acetato), compuesto volátil que parece actuar como una diana hacia la que otras obreras dirigen su ataque. Las obreras no sólo liberan el acetato de isoamilo cuando pican, también lo pueden dispersar abriendo la cámara del aguijón y moviendo las alas.

En las glándulas mandibulares las obreras producen otra feromona de alarma (2-heptanona) muy volátil. Su liberación desencadena una respuesta mucho menos intensa que la producida por la feromona del complejo defensivo, y hay quien opina que realmente actúa como una especie de repelente. De hecho su acción parece centrarse en el rechazo de abejas pilladoras o de otros posibles enemigos localizados a la entrada de la colonia. Su presencia en las glándulas mandibulares se incrementa con la edad de la obrera, de tal manera que las pecoreadoras son las abejas que la fabrican en mayor cantidad. Este hecho ha llevado a pensar a algunos investigadores que probablemente las pecoreadoras la usen también para marcar las flores que han visitado recientemente y que ya no cuentan con néctar o polen disponible.

Las pecoreadoras producen una feromona (oleato de etilo) que actúa como un inhibidor químico retardando el paso a pecoreadora de otras obreras de la colonia. El oleato de etilo está presente en altas concentraciones en el buche de las pecoreadoras y mediante trofalaxia se trasmite a las obreras más jóvenes.

Si lo pensamos con un cierto detenimiento la acción de esta feromona sería un mecanismo relativamente simple de regulación del número de pecoreadoras. Una pecoreadora que vuelve a la colonia y que traspasa su carga de néctar a otra obrera, inhibiría con esta feromona el paso a pecoreadora de la obrera receptora. Pero en el caso de que el número de pecoreadoras comenzase a disminuir, las obreras receptoras de comida de mayor edad al no recibir comida impregnada con la feromona pasarían a dedicarse a labores de pecoreo.

En experimentos previos al descubrimiento de esta feromona fabricada por las pecoreadoras, se descubrió que si se colocaban separadas por una malla obreras viejas y jóvenes, pero se permitía la transferencia de comida, el contacto de las antenas y el lamido mutuo, las obreras viejas inhibían el paso a pecoreradoras de las más jóvenes. Pero si se colocaba una malla doble que impedía este tipo de contactos e interacciones las obreras jóvenes maduraban rápidamente y evolucionaban a pecoreadoras.

Se ha encontrado que las abejas que están desarrollando el lenguaje de la danza dentro de la colonia liberan 4 tipos de hidrocarburos cuticulares producidos subcutáneamente. Sabemos que las abejas no danzantes los presentan en su cuerpo pero en mínimas cantidades.

Probablemente tengan algún tipo de función asociada al lenguaje de la danza, ya que cuando estos compuestos se liberan en una colonia se incrementa el número de pecoreadoras que salen de la colonia para buscar comida.

La respuesta de las obreras a este amplio abanico de feromonas no es lineal y depende de varios factores, como son: edad, temperatura o humedad. Sabemos que las abejas más jóvenes no suelen responder a la liberación de la feromona de alarma o a las feromonas producidas por la reina. En el caso de la feromona de alarma producida en el complejo del aguijón la mayor respuesta se produce cuando las obreras tienen 28 días de edad. También la respuesta es más intensa cuando la temperatura es más alta, y en menor medida también se intensifica con una alta humedad relativa.

Feromonas producidas por la reina.

La feromona del séquito de la reina o Queen Retinue Pheromone (QRP) es bastante particular ya que funciona como feromona liberadora y como feromona inciadora.

En experimentos previos al descubrimiento de esta feromona fabricada por las pecoreadoras, se descubrió que si se colocaban separadas por una malla obreras viejas y jóvenes, pero se permitía la transferencia de comida, el contacto de las antenas y el lamido mutuo, las obreras viejas inhibían el paso a pecoreradoras de las más jóvenes.

Consiste en una mezcla de 9 compuestos, siendo el componente esencial el ácido 9-oxo(E)-2-decanoico (9ODA). Los otros 8 componentes son: dos enantiómeros del ácido citado (ácido (R)-9-hidroxi(E)-2-decanoico o 9HDA y ácido (S)-9-hidroxi(E)-2-decanoico), dos componentes aromáticos (metil-p-hidroxibenzoato y 4-hidroxi-3-metoxifeniletanol) y cuatro compuestos sinérgicos implicados en su acción como feromona iniciadora. Como feromona liberadora es un atrayente para las obreras y las incita a lamer a la reina y a tocarla con sus antenas. Como feromona inciadora inhibe el desarrollo de los ovarios de las obreras.

La feromona de las Glándulas Mandibulares de la Reina o Queen Mandibular Pheromone (QMP) está formada por una mezcla de los 5 primeros compuestos citados en el párrafo anterior. Sabemos que los compuestos de forma individual no suelen tener ningún tipo de acción y es la mezcla la que resulta particularmente atractiva, o bien la responsable de que se desencadene un determinado comportamiento u acción. Muy probablemente la composición de esta feromona sea modulada por la reina de acuerdo a su estatus reproductivo ya que se ha demostrado que su composición es diferente dependiendo de que la reina sea virgen, esté fecundada o bien haya comenzado a poner huevos.

Se la ha responsabilizado de la inhibición de la cría de reinas y consecuentemente de la regulación de la enjambrazón. Su forma de actuación sería bastante simple: cuando la población de la colonia está aumentando de forma notable es bastante probable que los niveles de feromona circulante dentro de la colonia bajen ya que hay una gran cantidad de obreras que se están impregnando con ella. Esta bajada en el nivel de feromona sería la responsable de activar en las obreras el comportamiento de cría de reinas. Realmente se habla de un mecanismo inhibitorio: la feromona actuaría inhibiendo la cría de reinas y la bajada de nivel dentro de la colonia dejaría de inhibir el comportamiento de las obreras tendente a criar nuevas reinas.

En un experimento realizado se compararon los perfiles bioquímicos (composición) de esta feromona en reinas inseminadas de forma natural o bien experimentalmente, usando en este segundo caso semen o bien una solución salina. Se encontró que efectivamente, los perfiles bioquímicos de la feromona eran diferentes dependiendo de la forma de inseminación natural o artificial. Posteriormente se compararon dichos perfiles en reinas vírgenes y fecundadas (natural o artificialmente). El perfil bioquímico indicó que en el caso de las reinas fecundadas artificialmente la composición era intermedia entre el de las vírgenes y el de las fecundadas de forma natural.

La feromona no sólo está presente en las glándulas mandibulares de la reina, sino que además se extiende por todo su cuerpo. Su transmisión a las obreras utiliza diferentes vías. Las que la acompañan y cuidan se van impregnando de forma progresiva al ejercer su labor, así mismo las obreras que la alimentan se impregnan cuando la están alimentando. Las obreras se transmiten las feromonas entre ellas por contacto directo, o mediante trofalaxia, o bien cuando realizan comportamientos de acicalamiento (grooming).

La cantidad de 9ODA (ácido 9-oxo(E)-2-decanoico) y de 9HDA (ácido (R)-9-hidroxi(E)-2-decanoico) producidos por una determinada reina es variable y depende de su edad, de que se encuentre fecundada, de la hora del día y de la estación del año.

Por ejemplo, en el caso del 9ODA las reinas vírgenes de menos de dos días producen una media de 7 µg y cuando tienen entre 5 y 10 días producen entre 108 y 133 µg. Las reinas fecundadas de menos de 18 meses de edad producen entre 100 y 200 µg. Las reinas viejas apenas producen este compuesto.

Se ha demostrado la participación de los dos compuestos citados en el párrafo anterior en numerosas funciones relacionadas con la biología de la reina. Sabemos que inhibe la cría de reinas y por lo tanto la enjambrazón. También se ha citado su función inhibitoria del desarrollo de los ovarios de las obreras. Además son atractivas para los zánganos en los vuelos de apareamiento. En la enjambrazón actúan como atrayentes para las obreras y ayudan a estabilizar el enjambre, ya que estimulan a las obreras a la secreción de la feromona de Nasanoff. También hay evidencias de su participación en los procesos de reconocimiento de la reina y en la inducción del pecoreo. Existe una cierta controversia acerca del papel o importancia relativa de los diferentes compuestos que entran a formar parte de la feromona de las Glándulas Mandibulares de la Reina. Otra cuestión importante radica en conocer como se transmite ¿es necesario un contacto directo con la reina? Por ejemplo, en un experimento realizado se colocaron dos grupos de obreras separadas con una rejilla, uno de ellos contenía una reina y el otro no, pero ninguna de las obreras de los dos grupos desarrollaron sus ovarios.

Como 9ODA y 9HDA son dos compuestos presentes en dos feromonas producidas por las reinas e implicados en diversos comportamientos, vamos a exponer a continuación un resumen de lo que sabemos sobre su forma de acción.

1. Inhibición de la cría de reinas y de la enjambrazón. En el caso de la inhibición de la cría de reinas 9ODA y 9HDA actúan de forma conjunta. También se ha comprobado que compuestos químicos no identificados procedentes de glándulas tergales localizadas en el abdomen tienen un efecto similar a 9ODA y 9HDA. Sabemos que las pupas de las futuras reinas



Las secreciones producidas en las glándulas mandibulares contienen feromonas que participan en tres procesos asociados a la enjambrazón: atracción de las obreras al grupo, estabilización del enjambre y ayuda en el desplazamiento hacia un nuevo nido. La 9ODA parece ser la feromona más importante en la atracción de las obreras que están volando, mientras que la 9HDA parece actuar más como un estímulo al aterrizaje y a la formación del enjambre.

producen compuestos que son transmitidos a las obreras y que inhiben la cría de nuevas reinas. En cambio los huevos y larvas carecen de este efecto. También se especula con el hecho de que la feromona de la huella producida por la reina puede estar implicada en la supresión de las primeras fases de la cría de reinas (construcción de realeras) asociada a la enjambrazón.

2. Prevención del desarrollo de los ovarios de las obreras. Sólo se ha estudiado el efecto de 9ODA y sabemos que la presencia de una reina fecundada tiene un mayor efecto en la prevención del desarrollo de los ovarios de las obreras de la colonia, que la aplicación de 9ODA.

3. Atracción de los zánganos. Conocemos que los extractos de glándulas mandibulares de reinas tienen poder atractivo para los zánganos. Sabemos que el principal atrayente de los machos a larga distancia es el ácido 9-oxo(E)-2-decanoico (9ODA), actuando a distancias superiores a los 60 m. También sabemos que 9ODA actúa a su vez como un afrodisiaco (atrayente de corta distancia). Feromonas no identificadas localizadas en glándulas dermales de los terguitos de las reinas atraen a los zánganos a distancias inferiores a los 30 cm e incrementan su actividad copulatoria.

4. Enjambrazón y estabilización del enjambre. Las secreciones producidas en las glándulas mandibulares contienen feromonas que participan en tres procesos asociados a la enjambrazón: atracción de las obreras al grupo, estabilización del enjambre y ayuda en el desplazamiento hacia un nuevo nido. La 9ODA parece ser la feromona más importante en la atracción de las obreras que están volando, mientras que la 9HDA parece actuar más como un estímulo al aterrizaje y a la formación del enjambre. Una vez que se ha formado el enjambre parece ser que las dos feromonas, pero particularmente 9HDA, ayudan a estabilizarlo y a prevenir que los animales más nerviosos lo abandonen antes de que se desplace hacia un nuevo nido. Cuando el enjambre se está moviendo 9ODA informa a todas las obreras de que la reina se está trasladando junto a ellas.

5. Estimulación de la liberación de la feromona de Nasanoff y del pecoreo. La exposición a 9HDA estimula a las obreras que están en la piquera a que liberen la feromona de la glándula de Nasanoff. El pecoreo de néctar puede ser estimulado por la puesta de huevos por la reina, por el extracto de reina o por 9ODA, aunque hay que tener en cuenta que existen factores adicionales.

6. Atracción y reconocimiento de la reina. El 9ODA y probablemente 9HDA actúan como compuestos que atraen a las obreras hacia la reina y además permiten diferenciarla de otros habitantes de la colonia

Para finalizar con la exposición de las feromonas producidas por las reinas, tenemos que citar que en las glándulas tergales fabrican otra feromona que comienzan a producir después de haber realizado los vuelos nupciales. Dicha feromona ayuda a la aceptación de la reina y sus huevos por las obreras. También juega un importante papel en los cuidados que las obreras dispensan a la reina.

Feromonas producidas por los zánganos.

Sabemos que los zánganos son sensibles a algunos compuestos que forman parte de las feromonas fabricadas por las reinas. Pero desconocemos si ellos mismos fabrican algún tipo de feromona.

Si tenemos en cuenta lo expuesto hasta ahora y que tanto las larvas, como las obreras o la reina producen feromonas, no es descabella-

do pensar que muy probablemente los zánganos también las fabriquen.

Conclusiones.

De lo expuesto se deduce que conocemos varios compuestos fabricados por los habitantes de las colonias de abejas, que actúan como feromonas sobre otros miembros de la colonia.

Es significativo resaltar que tan importante es el conocimiento de estos compuestos como el conocimiento de su forma de acción y los mecanismos que permiten su difusión.

Se han propuesto tres mecanismos de transmisión. El primero se realizaría cuando las obreras consuman acciones de trofalaxia o acicalamiento (grooming). El segundo sería una difusión aérea de diferentes elementos volátiles que se emitirían directamente o bien se usarían para impregnar diferentes superficies. El tercero sería una transmisión utilizando las superficies corporales y aprovechando el roce entre animales o los contactos mediante las antenas o bien usando la glosa.

Bibliografía.

- Brookmann A., D. Dietz, J. Spaethe, J. Tautz (2006). Beyond 9-ODA: sex pherome communication in the european honey bee Apis mellifera L. Journal Chemical Ecology 32: 657-667.
- Katzav-Gozansky T., V. Soroker, A. Hefetz (2002). Honeybees Dufour's gland – idiosyncrasy of a new queen signal. Apidologie 33: 525–537.
- Klowden M. J. (2007). Physiological systems in insects. Academic Press. USA.
- Le-Conte Y., A. Mohammedi, G. E. Robinson (2001). Primer effects of a brood pheromone on honeybee behvioural development. Proc. R. Soc. Lond. B 268: 163-168.
- Leoncini I., Y. Le-Conte, G. Costagliola, E. Plettner, A. L. Toth, M. Wang, Z. Huang, J-M Bécard, D. Crauser, K. N. Slessor, G. E. Robinson (2004). Regulation of behavioral maturation by a primer pheromone produced by adult worker honey bees. Procedings of the National Academy of Sciences 101: 17559-17564.
- Pankiw T., Z. Y. Huang, M. L. Winston, G. E. Robinson (1998). Queen mandibular gland pheromone influences worker honey bee (Apis mellifera L.) foraging ontogeny and juvenile hormone titers. Journal of Insect Physiology 44: 685-692.
- Pankiw T., M. L. Winston, M. K. Fondrk, K. N. Slessor (2000). Selection on worker honeybee responses to queen pheromone (Apis mellifera L.). Naturwissenschaften 87:487–490.
- Trhlin M., J. Rajchard (2011). Chemical communication in the honeybee (Apis mellifera L.): a review. Veterinarni Medicina, 56: 265-273.
- Winston M. L. (1991). The biology of the honey bee. Harvard University Press. Cambridge. Massachusetts.

Se han propuesto tres mecanismos de transmisión. El primero se realizaría cuando las obreras consuman acciones de trofalaxia o acicalamiento (grooming). El segundo sería una difusión aérea de diferentes elementos volátiles que se emitirían directamente o bien se usarían para impregnar diferentes superficies. El tercero sería una transmisión utilizando las superficies corporales y aprovechando el roce entre animales o los contactos mediante las antenas o bien usando la glosa.